Untersuchungen am Vegetationskegel von *Psilotum triquetrum (Sw)*

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung des Grades eines Doktors
der Naturwissenschaften

der

Mathematisch-naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Eberhard-Karls-Universität
zu Tübingen

vorgelegt von

Ludwig Vetter

aus Oberndorf am Neckar

1951

Untersuchungen am Vegetationskegel von *Psilotum triquetrum (Sw)*

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung des Grades eines Doktors
der Naturwissenschaften

der

Mathematisch-naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Eberhard-Karls-Universität
zu Tübingen

vorgelegt von

Ludwig Vetter
aus Oberndorf am Neckar

1951

Tag der mündlichen Prüfung: 24. Oktober 1952

Dekan: Professor Dr. WITTIG

1. Berichterstatter: Professor Dr. ZIMMERMANN

2. Berichterstatter: Professor Dr. BÜNNING

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Die Arbeit wurde von Oktober 1948 bis August 1951 am Botanischen Institut der Universität Tübingen fertiggestellt. Für die Überlassung des Themas und die ständige, hilfsbereite und tatkräftige Unterstützung in allen Fragen sei Herrn Professor Dr. Zimmermann an dieser Stelle besonders gedankt.

1. Einleitung

Die Entwicklung der Vegetationskegel von *Pteridophyten* ist bis jetzt noch wenig geklärt und ebenso auch deren Blattentwicklung, insbesondere die der frühesten Stadien.

Vom phylogenetischen Standpunkt aus gesehen sind innerhalb der *Pteridophyten* die *Psilotinae* von besonderem Interesse. Sie stehen sehr isoliert im System und umfassen nur zwei Gattungen mit je zwei Arten. Ihre Verwandtschaftsverhältnisse sind noch heute sehr umstritten, da sie manche ursprünglichen Eigenschaften neben abgeleiteten zeigen. Diese isolierte Stellung gegenüber den anderen rezenten *Pteridophyten* und die große Ähnlichkeit mit den *Rhyniaceen* (man sprach schon von „lebenden Fossilien") haben zu einigen Theorien über ihre Stellung im System geführt. Manche haben in ihnen eine Urform gesehen (LAM), während Vertreter der angiospermozentrischen Richtung (TROLL) von einer Reduktionserscheinung reden.

Diese Fragen können vielleicht durch die Untersuchung der Entwicklung des Vegetationskegels von *Psilotum* etwas aufgehellt werden. Er wurde bis jetzt noch nie näher besprochen, ja die Blattentwicklung ist in der Literatur kaum erwähnt.

Schon SOLMS-LAUBACH spricht hierbei von den großen Schwierigkeiten, die in der Beschaffenheit des Objekts und der Spärlichkeit des Materials begründet seien. Es sei auch anderen vor ihm so gegangen: Die Untersuchung des Vegetationskegels von *Psilotum* sei überall spärlich oder gar nicht besprochen. Diese Feststellung stimmt heute noch, denn die meisten Autoren, die nach ihm *Psilotum* behandelt haben, erwähnen obige Fragestellungen nur kurz.

Ob und inwieweit die Entwicklung des Vegetationskegels Verwandtschaftsbeziehungen oder besondere Formen zeigt, ist somit von großem Interesse. Als Grundlage für alle diese Diskussionen war es aber zuerst nötig, den Ablauf der Zellteilungsvorgänge am Vegetationskegel und bei der Blattbildung (unbeeinflußt von den Theorien über Verwandtschaftsbeziehungen, aber auch von begrifflich nomenklatorischen Problemen, wie „Scheitelzelle", „Unterscheidung von Dermatogen" usw.) klarzulegen.

2. Morphologie der Sproßachse und der Seitenorgane

Die oberirdische Sproßachse ist immer kantig, was davon herrührt, daß die Blattblasen sich als Kanten am Stengel herabziehen bis zum nächst unteren Blatt. Mit der Blattstellung ergibt sich also die Kantenzahl des Stengels. Bei den obersten Verzweigungen ist die Blattstellung eine $^1/_3$ Stellung. Durch das Zusammenkommen der Dichotomien (von oben her gesehen) wächst die Kantenzahl, daher ist der Stengel an der Basis sternförmig. Die Blattstellung der unteren Verzweigungen ist unregelmäßig.

Die Seitenorgane: In der Übergangszone zwischen Rhizom und Sproß sind die Blätter nur klein und schuppenförmig. Die höherstehenden Blätter sind schmallanzettlich und ungefähr 1 mm lang. Sie sind leitbündellos und haben große Ähnlichkeit mit den Blättern von *Asteroxylon*.

Bei gut genährten Pflanzen treten die Fruktifikationsorgane an den obersten Verzweigungen an die Stelle der Blätter. Sie bestehen aus einem kurzen Stielchen mit einer terminalen Gruppe von 3 Sporangien (Synangium). Diese sind dickwandig und ihr Inhalt wie bei den alten *Psilophyten* isospor. Zwei kleine Blätter flankieren dieses Synangium auf beiden Seiten. Das Organ wird versorgt von einer Protostele.

Dieser Sporangienstand wurde schon verschiedentlich morphologisch gedeutet. Die Deutungen sollten die Verwandtschaftsverhältnisse zu den anderen rezenten *Pteridophyten* klären und ergeben die hauptsächlichste Literatur, die über *Psilotum* geschrieben wurde. Es entstanden hierbei in der Hauptsache 3 Gruppen von Meinungen:

1. Der Sporangienstand wird von JURANYI, STRASBURGER, GOEBEL usw. als ein verkürzter Sproß mit dreiteiligem Sporangium und 2 Blättern angesprochen.
2. PRANTL und SOLMS-LAUBACH dagegen meinen, es sei ein Sporophyll, das heißt das Sporangium sei blattbürtig.
3. In neueren Auffassungen (SYKES, ZIMMERMANN, LAM) tritt der Streit, ob man hier von Blatt, Sproß usw. reden müsse, zurück, denn für diese Anhänger der Telomtheorie sind Sproßachse, Blatt usw. homologe Gebilde, die auf eine gemeinsame Urform, die undifferenzierten Telomstände, zurückführen. ZIMMERMANN und LAM nehmen eine Verwachsung von Telomständen mit isolierten und gestielten Sporangien zu einem synangienartigen Sporangienstand, wie er

bei den *Psilotinae* vorliegt, an. Sie sind sich jedoch bewußt, daß fossile Zwischenglieder zwischen der devonischen *Rhynia* und *Psilotum* fehlen.

Interessant ist die Feststellung SOLMS-LAUBACHS, daß es alle Übergänge zwischen Sporangienständen und den gewöhnlichen, sterilen Blättern gibt. Dies ergibt eine gedankliche Kombinationsreihe, wie sie Abb. 1 darstellt. (a. Normaler Sporangienstand mit 3 Sporangien. b. Nur ein Sporangium entwickelt. c. Auch dies ist rudimentär. Leitorgan nur noch schwach entwickelt. d. Nur noch eine Blattspitze vorhanden. Leitorgan rudimentär. e. Normales Blatt.) Es sei hierbei aber ausdrücklich betont, daß damit keine phylogenetische Ableitung behauptet werden soll. Jedoch hängen die in Abb. 1 wiedergegebenen Gestaltungen alle phylogenetisch zusammen, und es soll keineswegs bestritten werden, daß sie auf eine einheitliche, phylogenetische Urform zurückgehen:

Das Blatt wäre ein Telom, das die Fähigkeit der weiteren Gabelung verloren hat. Die Übergänge sind ebenfalls Reduktionserscheinungen, die auf gemischte Telomstände (Sporangien und Phylloide) zurückgehen. Abnorm hat der Sporangienstand sogar 4 und 5 Sporenkapseln (SYKES).

Jeder Autor, der über *Psilotum* gearbeitet hat, spricht davon, wie stark die Pflanze im Bau der einzelnen Organe variiert. Es seien nur die sehr häufig in der Literatur (SOLMS-LAUBACH, SAHNI, SYKES, BOWER) besprochenen Abnormitäten der Sporangienstände und die Unklarheit der Blattstellung erwähnt.

Es ist daher sehr schwer, alle vorkommenden Erscheinungen bei *Psilotum* in einige wenige klar abgegrenzte Typen zu ordnen. Wir werden dieser großen Variabilität auch bei den ontogenetischen Abläufen begegnen. Sie erschwert naturgemäß die vergleichende Arbeit sehr.

3. Methodik

Als Untersuchungsobjekt wurde *Psilotum triquetrum (Sw)* — *Psilotum nudum (Griseb.)* verwendet. *Psilotum triquetrum* stand als lebende Pflanze im Gewächshaus des Botanischen Gartens Tübingen zur Verfügung. Zur Ergänzung wurde Alkohol-Material

des Botanischen Gartens Zürich und des Botanischen Gartens Singapore benützt. Leider konnte zur zusätzlichen Untersuchung die durch ihre 1/2 Blattstellung günstigere Art *Psilotum complanatum (flaccidum)*, oder die andere Gattung *Tmesipteris* nicht herangezogen werden, da davon kein Material erreichbar war.

Enden verschieden alter Laubsprosse (von jüngsten Trieben vor der ersten sichtbaren Gabelung bis zu den ältesten, ausgewachsenen) wurden ungefähr 0,5 cm unterhalb der Spitze von der lebenden Pflanze abgeschnitten und in Carnoygemisch (1/3 Essigsäure, 1/3 Chloroform, 1/3 Alkohol abs.) fixiert. Dann wurden sie in Alkohol (70 %) übergeführt und daraus je nach Bedarf weiter behandelt. Für die Mikrotomschnitte wurden die Objekte die Alkoholreihe hochgeführt und dann über Chloroform in Paraffin (52°) eingeblockt. Nur bei der Chloroformmethode konnte die Schrumpfung weitgehend verhindert werden. Die älteren Blätter waren besonders empfindlich. Die Objekte wurden dann auf dem Mikrotom orientiert und geschnitten. Als Orientierungshilfsmittel war die dreieckige Form des Stengelquerschnitts günstig. Oft jedoch ist der Stengel etwas in sich gedreht oder gebogen, sodaß diese Orientierung versagt und man es völlig dem Zufall überlassen muß, richtig meridional zu schneiden. Durch die 1/3 Stellung der Blätter ist bedingt, daß immer nur ein Blatt meridional getroffen werden kann. Die Unsicherheit im Schneiden und der unpräpariert nicht sichtbare Vegetationskegel (die älteren Blätter überdecken ja den Kegel knospenförmig) ergaben, daß viele Schnitte unbrauchbar waren.

Geschnitten wurde in 10,5, 6 und 7 μ Dicke. Am besten erwies sich 6 μ, also ungefähr 1/2 Normalzelldicke. Es wurden meist Längsschnitte hergestellt, da Querschnitte in diesem Fall weniger übersichtlich sind. Von den ungefähr 200 Schnittserien waren 30 % brauchbar. Es zeigte sich, daß sich die Vegetationskegel der verschiedenen Alter und Dichotomien weitgehend gleich verhalten, jedoch sind die jüngeren Triebe etwas massiger, das heißt sie haben eine grössere Zellen- und Blattzahl. Dieser Umstand war sehr günstig, da nur wenige junge Triebe zur Verfügung standen. Diese hatten allerdings viel mehr Teilungsstadien und durch die Dicke eine größere meridionale Schnittsicherheit.

Von verschiedenen versuchten Färbemethoden zeigte die besten Ergebnisse die Hämatoxylinfärbung nach HANSEN und als Gegenfärbung Kongorot. Dadurch erschienen die Zellwände klar rot. Die Zeichnungen wurden teils mit dem Abbe'schen Zeichenapparat, teils mit einem Zeichenprisma und Zeichentisch angefertigt. Die Vergrößerung ist meist 160 fach.

4. Binokularuntersuchung des Vegetationskegels

Zur Vororientierung wurden verschiedene Vegetationskegel vornehmlich der obersten Verzweigungen teils in frischem Zustand, teils als Alkoholmaterial unter das Binokular gelegt (Abb. 2). Es ergab sich, daß die 3—4 zuletzt angelegten Blättchen den Vegetationskegel knospenförmig umgeben. Sie stehen noch dicht beisammen. Das 4. hat beinahe die endgültige Größe und Gestalt erreicht. Damit später ein 1—2 cm großer Abstand zwischen den aufeinanderfolgenden Blättern erreicht wird, muß der Stengel und damit auch die daran herablaufende Blattbasis sehr stark internodial wachsen.

Der Vegetationskegel ist sehr flach und die Blattprimordien erscheinen schon knapp neben dem Scheitel. Durch die Blattentwicklung wird der Scheitel weniger aus seiner Lage gebracht oder deformiert, als bei der Sporangienstandentwicklung. Beide kann man daher verhältnismäßig früh unterscheiden. Im übrigen sehen junges Blatt, Vegetationskegel und junger Sporangienstand einander äusserlich sehr ähnlich.

Die den Vegetationskegel umgebenden Blätter standen bei den obersten Verzweigungen immer in $^1/_3$ Stellung. Die Blattspirale war rechts- oder linksdrehend.

Bei völlig ausgewachsenen Trieben war der Vegetationskegel entweder vertrocknet, oder aber, wie bei einer Querschnittserie festgestellt wurde, war er durch ein terminales Blatt ersetzt. SOLMS-LAUBACH und BERTRAND sprachen wohl schon von einem begrenzten Wachstum des Triebes, aber daß der Vegetationskegel ganz in dem letzten Blatt aufgeht, wird in der Literatur nicht erwähnt.

Übrigens ist der Sproß sehr empfindlich gegen Beschädigungen und kann ohne Scheitel nicht regenerieren, ja bei Pilzbefall (der mehrfach festgestellt wurde) oder größeren Beschädigungen, zum Beispiel Abschneiden der Spitze, geht häufig die ganze Pflanze ein.

5. Blattanatomie

Bei Betrachtung eines ausgewachsenen Blattes im Längsschnitt (vergl. FORD) erkennt man deutlich zwei Schichten:

Es zeigt sich eine äußere, einschichtige Epidermis, deren Zellen

ziemlich langgestreckt sind, und die nach außen stark kutinisiert sind. Sie haben das gleiche Aussehen wie die Epidermiszellen des Stammes.

Die innere Schicht besteht nur aus Parenchym. Es sind ebenfalls die gleichen assimilierenden Zellen, wie sie im Stengel in der Rindenschicht auftreten. (BERTRAND betont, daß die Parenchymzellen der Blätter etwas schlanker seien). Durch diese eigenartige Form, wie sie in der Abb. 3 zum Ausdruck kommt, lassen sie viel Interzellularraum zwischen sich. Nahe der Blattspitze sind diese Zellen etwas verlängert und haben keine Zwischenräume mehr.

Spaltöffnungen sind nur am Stengel. Manchmal zeichnet sich eine Blattapikalzelle durch ihre Größe aus. Sie kommt aber nicht als Scheitelzelle in Betracht (BERTRAND).

Die Feststellung SOLMS-LAUBACHS, daß an manchen Blättern Rudimente von Leitbündeln wenigstens bis zur Blattbasis gehen, konnte nicht bestätigt werden. (Dies betont auch FORD). Es muß sich bei diesen Blättern, wie besprochen, um Übergänge von rudimentär entwickelten Sporangienständen handeln. Jedenfalls sind beim normalen Blatt keinerlei Leitorgane vorhanden. Im Gegensatz dazu steht *Psilotum flaccidum*, das meist noch Rudimente hat (SOLMS-LAUBACH).

Die Blätter der 2. bis 4. Dichotomie erreichen die maximale Größe (bis 1,5 mm).

6. Scheitelzellwachstum des Sprosses

A. Die Scheitelzelle

Eine „typische" Scheitelzelle zeichnet sich gegenüber normalen Zellen durch folgende Besonderheiten aus:

1.) Durch ihre Lage am Scheitel des Organs.
2.) Durch ihre meist 2 oder 3 schneidige Form.
3.) Häufig durch ihre Größe.
4.) Durch ihr besonderes Teilungsverhalten, das heißt die Abspaltung von Abkömmlingen durch inäquale Teilung nach 2, 3 oder mehr Seiten.
5.) Durch ihre besondere Plasmastruktur und ihre physiologische Potenz.

6.) Durch ihre Funktion als Mutterzelle sämtlicher übrigen Zellen, das heißt in ihr bleibt der „Teilungsstoff" ständig erhalten, der in ihren Abkömmlingen nur für 4—5 Teilungen reicht. Man könnte also von einer „Scheitelzellbahn" reden, wie man von einer „Keimbahn" redet.

Wesentlich sind vor allem Punkt 4—6. ZIMMERMANN gibt in der „Geschichte der Pflanzen" eine ähnliche Definition der Scheitelzelle.

Bei *Psilotum* wurde die Existenz einer Scheitelzelle oft als sicher erklärt, oft aber auch wieder abgestritten. Manche Autoren sprachen davon, daß diese im Laufe des Wachstums öfter verschwindet, um dann wieder aufzutauchen. STRASBURGER meint noch, daß die Pflanze ein „wahrhaft pinselförmiges Wachstum" zeige. BERTRAND spricht von einer „Dermatogenapikalzelle". Die inneren Teile des Sprosses hätten also eine eigene Initialschicht. Auch SOLMS-LAUBACH, der dann eine Scheitelzelle annimmt, und spätere Bearbeiter von *Psilotum* betonen, daß diese Scheitelzelle oft nicht erkannt werden kann.

Die vorliegenden Untersuchungen zeigten aber, daß bei günstiger Schnittführung normaler Objekte meist eine Zelle festgelegt werden kann, die den Punkten 4—6 entspricht. (Abb. 4). Doch vereinigt sie oft nicht alle von einer Scheitelzelle verlangten Eigenschaften. Ihre schwierige Feststellung hat mehrere Gründe:

1.) Sie fällt nicht durch Größe, Form oder Inhalt besonders auf und ist, von oben gesehen, selten dreieckig, sondern meist vier- und mehreckig (Abb. 12, 15).
2.) Im Längsschnitt treten oft neben der Scheitelzelle mehrere dreieckig geformte Zellen in Erscheinung, die von 2 bis 3 Segmenten umgeben sind. BOWER bezeichnet diese als „secondary initials". Man könnte sie auch als „Mutterzellen kleiner Zellgruppen" bezeichnen, die eine besondere Art der Teilungsweise von der Scheitelzelle als kleine Nebenteilungsherde mitbekommen. Jedoch nicht alle im Längsschnitt angeschnittenen dreieckigen Zellen sind solche, sondern bei der Betrachtung der Nachbarschnitte kann oft erkannt werden, daß es sich um ein noch ungeteiltes Segment handelt, das durch seine gebogene Form leicht dreieckig angeschnitten sein kann.
3.) Die eigentliche Hauptscheitelzelle kann auch deshalb schwer erkannt werden, weil ihre Umrahmung — das sind die abgegebenen Segmente — schnell in ihren Grenzen verwischt sind. Dies ist besonders bei den breiteren und dickeren, schnell wachsenden jungen Sprossen der Fall.

SOLMS-LAUBACH betont, daß es keine genetisch bestimmte Scheitelzelle gäbe, sondern sie könne auch durch eine andere, eben abgegebene, noch meristematische Zelle ersetzt werden. Die Scheitelzelle würde also ihre Funktionen verlieren und diese würden von einem Abkömmling übernommen werden. Das würde aber doch nichts an der Tatsache ändern, daß eben letzten Endes doch alle Zellen aus einer hervorgehen. Ein „Seitenast" würde eben dann über den „Hauptast" dominieren. Vielleicht könnten sogar zeitweilig mehrere Zellen, die Scheitelzellnatur haben, auftreten. Es ist wohl anzunehmen, daß immer diejenige Zelle diese Fähigkeit besonderer Teilung und Funktion auf die Dauer behält, die am Scheitel sitzt, die also durch ihre Lage die Oberhand vor anderen hat. Die abgegebenen Zellen „rutschen" nach allen Seiten aus der Mitte, kommen also außerhalb des Bereichs und müssen mit einer periklinen Teilung ihre zwangsläufige Entwicklung einleiten. Besondere Ausnahmen wären die erwähnten prismatischen Zellen, die in näherer und weiterer Entfernung von der Scheitelzelle erkannt werden können. Sie besitzen noch einige Zeit die Teilungsfähigkeit einer Scheitelzelle und tragen damit zum verstärkten Wachstum des Sprosses bei.

Man kann vielleicht am besten von einer Scheitelzone sprechen, die aber normal auf eine Zelle begrenzt ist. Diese Zone vergrößert sich dann in manchen Fällen und damit wäre eine e i n z e l n e Scheitelzelle aufgegeben.

Auf eine solche Deutung weisen die Feststellungen SOLMS-LAUBACHS u. FORDS hin: Die schnell wachsenden jungen Triebe lassen meist keine Scheitelzelle erkennen. Ebenso interessant ist diejenige von LEEUWEN-REIJNVAN und PRITZEL, daß die Dichotomie des Sprosses eingeleitet wird, indem die Scheitelzelle aufhört, sich zu teilen. Es entsteht quer über die Scheitelmitte eine Dauergewebszone. Links und rechts davon in zwei noch meristematischen Zonen, die wie Fenster im Dauergewebe liegen, zeigt sich ein neuer Teilungsherd, in dem aber dann erst später eine neue Scheitelzelle erkannt werden kann. Es würde sich also hier um keine echte Dichotomie handeln. Von FORD wird dieser Vorgang als nicht sicher bezeichnet. Doch man hat auch noch nie eine sich halbierende Scheitelzelle gesehen. — Nur so kommt ja eine echte Dichotomie zustande. —

Doch wie schon betont, hat es sich ergeben, daß im Normalfall immer e i n e Zelle vorhanden ist, die als Scheitelzelle angesprochen werden kann, obwohl sie nicht in jedem Punkt mit der festgelegten

Definition (S. 8) übereinstimmt. Diese ist aus den erwähnten Gründen oft nicht sicher zu erkennen, oder wird sogar zeitweilig durch eine Scheitelzone ersetzt.

Schon eingangs wurde erwähnt, wie groß die Variationsbreite der einzelnen Differenzierungen bei *Psilotum* ist. Es läßt sich auch in diesem Falle die Pflanze nicht in ein Schema pressen und man kann höchstens sagen: Im Normalfalle ist eine Scheitelzelle vorhanden und alle anderen Zellen, das heißt sämtliche Teile des Sprosses stammen von ihr ab.

B. Die ersten Gewebsbildungen der Scheitelzelle im Normalfall

Von der Scheitelzelle spalten sich durch schräg antikline Teilungen Zellen als Segmente ab (Abb. 4). Diese Zellen erleiden zuerst eine perikline Teilung. Die äußere Zelle wird zur Tunika (FORD nennt sie Dermatogen), die innere zum Korpus.

Es ist zweckmäßig, obwohl alle Zellen aus einem Ursprung kommen, von der SCHMIDT'SCHEN Nomenklatur (Tunika-Korpus) Gebrauch zu machen, da auch hier, wie bei den Angiospermen eine deutliche Trennung zwischen vorherrschend antikliner Tunika und periklinem Korpus vorhanden ist.

Die äußeren oder Tunikazellen teilen sich in der Regel weiterhin antiklin ungefähr 4 bis 5 mal. Zu diesen antiklinen Teilungen kommt dann meist eine perikline dazu, sodaß die Tunika zweischichtig wird. (Durch perikline Wände nach innen abgegebene Zellen der Tunika in Abb. 4 gestrichelt). Oft unterbleibt diese perikline Teilung auch und diese Tunikazellen oder -zellgruppen (Abb. 4: a u. b) fallen dann durch ihre Länge auf. Die äußerste Schicht hebt sich später als einschichtige Epidermis völlig von den inneren Teilen ab. Eine Ausnahme von diesem Teilungsmodus bilden die schiefen Wände der BOWER'SCHEN „secondary initials".

Die innere Zelle, die völlig zum Korpus wird, teilt sich nach verschiedenen Richtungen. Die Teilungen sind aber in der Regel senkrecht aufeinanderstehend.

Damit haben wir also eine ein- bis zweischichtige Tunika und einen Korpus, der sich im meristematischen Gewebe nicht mehr weiter unterteilen läßt. Die „secondary initials" geben natürlich in

ihren 2 bis 3 abgegebenen Segmenten auch Zellen nach der Korpusschicht ab. Die Teilungsfolge ist hier wie bei den normalen Segmenten. Sie tragen zum Wachstum des Scheitels bei.

Die durch das Scheitelwachstum entstehenden Segmente werden also durch die erwähnten Umstände (die häufige „Scheitelzone", die periklinen Teilungen der Tunika und die „secondary initials") schnell in ihren Grenzen gegeneinander verwischt bzw. verschoben. Das Wachstum des Sprosses ist also sehr unregelmäßig.

7. Die Blattentwicklung

Wir haben also am Vegetationspunkt um die Scheitelzelle die einzelnen Segmente angeordnet, die sich immer mehr aufteilen, je weiter sie von ihr entfernt sind. Die ersten sichtbar werdenden Teile eines Blattes bilden sich nun innerhalb eines solchen Segments.

A.) Mittlere Entwicklungsstadien

Da die allerjüngsten Stadien — wie meist die ersten Entwicklungsvorgänge — schwer erkennbar sind, gehen wir aus von der Betrachtung der leichter erkennbaren mittleren Entwicklungsstadien. Hier ist das blattbildende Segment so weit vom Scheitel abgerückt, daß zwischen ihm und der Scheitelzelle 2 bis 3 Segmente abgegliedert sind. Auch ist eine deutliche Aufwölbung vorhanden.

Korpusreihen: Der Längsschnitt Abb. 5 zeigt die rechte Hälfte eines Sproßvegetationskegels mit seiner Scheitelzelle (S). Diese wird umlagert von ihren abgegebenen Segmenten, deren Grenzen verstärkt gezeichnet sind. Das 5. Segment (es sind nur die in der Ebene getroffenen Segmente gezählt) weist sich deutlich durch seine Aufwölbung als Blattsegment aus. Unter den Tunikazellen sind drei regelmäßige Reihen (I, II, III) von Korpuszellen ausgebildet. Ein etwas älteres Bild im Querschnitt (Abb. 6) zeigt die gleichen Verhältnisse. Es ist ein Schnitt 35 µ unterhalb des Blattscheitels. Es sind ebenfalls solche Reihen von Zellen, die die Tunika ringförmig umschließt. Es sind wieder 3 Zellreihen nebeneinander (I, II, III). Kombiniert man diese beiden Schnitte, so ergäbe das also zusammen mindestens 5 Reihen, (falls beide Schnitte genau in der Ebene liegen).

Bei einem anderen Längsschnitt (Abb. 7) ist die Größe der Korpuszellreihen kleiner. Das Gesamtbild zeigt hier eine klar begrenzte Tunika, die die Korpuszellreihen umschließt. Der Schnitt zeigt an der Spitze nur eine einzige Korpusreihe (II) und, erst basal, noch zwei Reihen. Eine ungünstige Schnittführung kann das Vorhandensein von Zellreihen verhüllen bzw. vortäuschen.

Ein Tangentialschnitt (Abb. 8) zeigt ebenfalls nur eine Reihe voll ausgebildet und erst in der Tiefe noch zwei Seitenreihen.

Die Reihenbildung muß nicht in der erwähnten Richtung erfolgen, sondern kann auch unregelmäßig sein, wie Abb. 9 zeigt.

Normal ist somit, daß 3 bis 6 (meist 5) Korpusreihen vorhanden sind, die bis zur Sproßmitte greifen.

Weitere Teilungen: Die Tunikazellen teilen sich nun nicht nur antiklin, sondern meist wenigstens einmal periklin. Das führt sogar, noch häufiger als bei der normalen Entwicklung des Vegetationskegels, zu einer zweischichtigen Tunika und damit zu einem verstärkten Emporwölben des Blattprimordiums. Die zweischichtige Tunika ist bei allen Schnitten, besonders aber am Querschnitt und Tangentialschnitt deutlich zu erkennen (Abb. 6 und 8 gestrichelt).

Entstehung der Korpusreihen: Nach den vorliegenden Schnitten ist folgende Deutung die wahrscheinlichste: Beim Heranwachsen eines Blattprimordiums innerhalb eines Segments teilen sich Korpuszellen vermehrt hauptsächlich in perikliner Richtung. Dadurch entstehen Zellreihen. Das sonst im großen und ganzen herrschende Prinzip der aufeinander senkrecht stehenden Teilungswände gilt also hier infolge der einsinnigen Wachstumsrichtung in der Primordiumachse nicht.

Diese vermehrte Teilung muß nun in der Hauptsache bei den besprochenen Schnitten im äußeren Teil der Reihen stattfinden. Durch häufigere Mitosen konnte dies allerdings nicht nachgewiesen werden. Doch der innere Teil des Segments gehört ja zum Sproß und wird zum Leitbündel und zum Rindenparenchym und eine Zellverschiebung ist kaum möglich. Die zweischichtige Tunika hält durch antikline Teilungen Schritt.

Eines ist auf Grund dieser Untersuchungen deutlich: Das Blatt wächst im Gegensatz zum Sproß nicht durch eine gemeinsame Scheitelzelle für Tunika und Korpus, sondern beide teilen sich als von einander gesonderte Schichten nach einem eigenen Teilungsmodus.

Dreieckzellen: Auffallend im Längsschnitt sind die in der Tunika des Blattes auftretenden dreieckigen Zellen, die die gleiche Form zeigen und mit 1 bis 2 Segmenten umlagert sind, wie die schon beim Vegetationskegel besprochenen. Sie sind ebenfalls Mutterzellen mit kleinen Zellkomplexen und kommen für die älteren Entwicklungsstadien nicht mehr in Frage. Ihre Bedeutung für die jüngsten Stadien wird im nächsten Abschnitt besprochen.

Oft treten mehrere dreieckige Zellen an einem Blattprimordium an verschiedenen Stellen auf (z. B. Abb. 7: X, a, b und Abb. 5: X, a), und zeigen damit, daß sie keine Scheitelzellen für das ganze Blatt sein können. Auch lassen sich kaum mehr als 2 Segmente um sie herum abgrenzen. Überdies wurde festgestellt, daß die bis in die Stengelmitte reichenden Zellreihen aus dem Korpus selbst entstanden sind.

BOWER, der diese Zellen auch an den jüngsten Sporangienständen gesehen hat, meint ebenfalls, daß es sich nicht um echte Scheitelzellen handelt. Bei der Sporangienentwicklung sei eine „apical cell" vorhanden, wobei aber fraglich sei, ob sie das ganze Gewebe ergibt. Die Kontinuität der Teilung („Scheitelzellbahn") als wichtigstes Merkmal der Scheitelzelle fehlt ja bei einer solchen Zelle.

Es wurden aber beim Blattprimordium bestimmte Zonen als von den dreieckigen Zellen „bevorzugt" erkannt. So fiel besonders auf, daß zwischen Blattachsel und -scheitel bei $^3/_4$ der Serien dreieckige Zellen mit 1 bis 2 Segmenten festgestellt werden konnten (Abb. 5 und 7: X). Daneben treten sie etwas seltener auf der Längsflanke des Schnittes auf, dagegen nicht am Scheitel selbst. Obwohl also beim älteren Stadium ein Scheitelzellwachstum aus den erwähnten Gründen nicht möglich ist, so scheint es bei den nachfolgend zu besprechenden jüngsten Stadien doch eine Rolle zu spielen.

B. Früheste Entwicklung des Blattes

Vorbetrachtung: Auf Grund der gesicherten mittleren Stadien wurde dann nach den jüngeren gesucht. Es kann sich bei solchen nur um kurze Korpusreihen handeln, die knapp neben dem Scheitel liegen. Es sind solche Stadien ja nur durch Rückwärtsschreiten von den sicheren, älteren Stadien zu beweisen, da eine Reihe von 2 oder 3 Zellen auch in einem gewöhnlichen Segment gebildet sein können.

Vor allem kann in einem so frühen Stadium das Blatt äußerlich noch nicht von einem Sporangienstand unterschieden werden. In den späteren Stadien ist die Unterscheidung leichter, da ein Sporangienstand sich breiter ausdehnt und den Vegetationskegel aus seiner Lage bringt. (Die Ähnlichkeit zwischen Blattentwicklung und Sporangienstandentwicklung wird später besprochen).

Die untersuchte Gewächshauspflanze trieb allerdings nur wenig Sporangienstände und nur an den ältesten Zweigen, so daß die Möglichkeit der Verwechslung gering war. Auch das Alkoholmaterial aus Singapore wies keine Fructifikationsorgane auf. Es konnte also damit gerechnet werden, daß die untersuchten Seitenorgane tatsächlich Blattanlagen waren.

Man könnte vielleicht denken, daß ein frühes Entwicklungsstadium des Blattes durch das Bestimmen der Zahl der Zwischensegmente zwischen je 2 Blattentwicklungen festzustellen wäre. Bei so regelmäßig gebauten Sprossen wie *Equisetum* ist diese Methode ja erfolgreich. Bei *Psilotum* aber ist dieser Weg nicht gangbar, da die Segmentgrenzen nach 5 bis 6 Segmenten verwischt sind, und da deren Zahl wahrscheinlich nicht konstant ist. Daher war auch eine ganze lückenlose Folge von Entwicklungen darzustellen nicht möglich.

Da die dreieckigen Zellen bei fast allen älteren Stadien zwischen Scheitel und Achsel auftraten, war anzunehmen, daß sie auch bei den jüngeren vorhanden sind. Es wurde also dementsprechend gesucht.

Beschreibung der Schnitte: Die Abb. 10 zeigt einen Schnitt, der eine Hervorwölbung (B) gerade schon erkennen läßt. Man sieht deutlich 3 sich entwickelnde Korpuszellreihen (I, II, III) und in den Außenbezirken perikline Abkömmlinge der Tunika (gestrichelt). Bei diesem Schnitt fällt nun die dreieckige Zelle (X) besonders auf. Sie ist hier im Gegensatz zu den älteren Stadien genau an der Spitze des Blattes. Man kann nun um diese Zelle zwei, evt. sogar drei Segmente, die von ihr abstammen, abgrenzen.

Ein Querschnitt (Abb. 12) zeigt ebenfalls eine solche große Zelle (X), die, wie die Nachbarschnitte zeigen, sehr tief greift und sich nach unten verschmälert. Die gestrichelten Zellen sind Abkömmlinge.

Abb. 11 läßt ein noch jüngeres Stadium erkennen. Auch hier tritt wieder eine große Zelle (X) mit ihren Abkömmlingen (gestrichelt) auf. Die Korpuszellreihen beginnen eben mit den ersten Teilungen.

Ein nicht mehr sicher beweisbares allerjüngstes Stadium zeigt Abb. 13. Eine Segmentierung vom Sproßscheitel aus läßt sich nicht festlegen, da die Scheitelzelle erst im übernächsten Schnitt ist. Bei (B) ist eine ganz leichte Wölbung, und hier ist auch wieder eine solch dreieckige Zelle, um die sich 2 Segmente (gestrichelt) abgrenzen. Das Teilungsstadium in der Tiefe bedeutet vielleicht den Beginn der Korpusreihenbildung.

Nach noch jüngeren Stadien zu suchen, ist sinnlos, da die fraglichen Zellen dann zu nahe am Scheitel liegen und damit gegenüber den „secondary initials" keinerlei Unterscheidungsmerkmale mehr haben.

C. Zusammenfassende Besprechung der Blattentwicklung

a.) Blattdetermination:

Wenn wir die Blattentwicklung zurückverfolgen bis zur Abgliederung des abgegebenen Segments von der Scheitelzelle, so ergibt sich zunächst eine Zellteilungsfolge, die sich im Prinzip auch bei der Bildung des Internodiengewebes vollzieht. Die ersten Zellteilungen kennzeichnen sich durch die Differenzierungen in Tunika und Korpus. (Abb. 14: I, II : B).

Der entscheidende Unterschied, der das Segment als künftiges Blattsegment kennzeichnet, erfolgt sehr früh noch in unmittelbarer Nachbarschaft mit der Sproßscheitelzelle. Es ist durch zweierlei sichtbare Merkmale charakterisiert: Durch das Emporwölben der Oberfläche des Segments und durch eine Schrägstellung einer Wand in der antiklin sich teilenden, noch wenig-zelligen Tunika (III).

Es ist nicht anzunehmen, daß die physiologische Determination zum Blattsegment erst in dem Augenblick erfolgt, in dem sich diese sichtbaren Kennzeichen feststellen lassen.

Dieser Befund ist sehr interessant im Zusammenhang mit der Frage der Blattstellungsdetermination ganz allgemein. Es ist ja durch M. und R. SNOW die alte HOFMEISTER'SCHE Vorstellung auch experimentell bestätigt worden. Der Platz für eine Blattinitiale wird bestimmt durch einen Hemmungsabstand vom Vegetationsscheitel und der bereits determinierten Blattanlagen. Von WARDLAW

wurde diese Vorstellung auf die *Pteridophyten (Dryopteris)* übertragen und ebenfalls experimentell unterbaut.

An dem kleinen Vegetationspunkt von *Psilotum* sind nun die Abstände der Gewebe bei der Blattdetermination sehr viel kleiner als bei den genannten Blütenpflanzen und Farnen. Es liegen bei *Psilotum* zwischen der Sproßscheitelzelle und der „Blattscheitelzelle" manchmal nur ein bis zwei Zellen. Dieser knappe Abstand der beiden Initialien wirft besonders interessante zellphysiologische Probleme auf, falls auch hier die Determination der Blattstellung durch einen Hemmungsabstand erfolgen sollte.

Man könnte natürlich auch denken, daß durch ein Teilungsmuster, also jeweils nach einer bestimmten Segmentzahl ein neues Blatt determiniert wird. Die Zahl der Zwischensegmente ist aber jeweils sehr variabel.

Eine Entscheidung dieser Fragen ist nur auf experimentellem Wege möglich. Interessant ist jedenfalls, daß die Gewebedetermination auf eine Zelldetermination zurückgeführt werden kann.

b.) Entwicklungsablauf:

„Scheitelwachstum": Die als „Blattscheitelzelle" determinierte Zelle macht zunächst nach Art der „secondary initials" inäquale Teilungen durch (Abb. 16: III, IV). Es werden nach außen (im Bezug zum Scheitel) zwei, nach innen ein Segment abgegeben, ebenso nach rechts und links je eines.

Das 1. nach außen abgegebene Segment teilt sich radial und tangential antiklin. Welche von diesen beiden Teilungen die erste ist, scheint nicht festzuliegen, da Schnitt Abb. 12 nur radiale zeigt und Schnitt Abb. 15 nur tangentiale. Normal scheint nun nach diesen beiden Schnitten in der Tunika eine perikline Teilung zu erfolgen (IV, V). Der dadurch entstandene Periklinabkömmling teilt sich dann nur noch antiklin.

Inzwischen hat die „Blattscheitelzelle" (X) ein Segment nach innen abgegeben, das sich seinerseits periklin und mehrfach antiklin teilt. Diesen Zustand hätten wir in Abb. 13. Es liegt jetzt 1 Segment zwischen dem Blattsegment und der Sproßscheitelzelle. (S liegt erst im folgenden Schnitt).

Mehr als 3 Segmente (im Längsschnitt gesehen) gibt diese „Blattscheitelzelle" nicht ab. Damit scheint ihre Funktion als solche beendet zu sein. Bei der Sproßscheitelzelle ist noch eine Kontinuität

vorhanden, bei der „Blattscheitelzelle" dagegen nicht. Daher muß dieser Ausdruck in Anführungszeichen gesetzt werden.

Interkalares Wachstum: Das Wachstum des Blattes wird jetzt durch die Periklinalteilungen des Korpus, die Antiklinalteilungen der Tunika und einzelner „secondary initials" an der Längsflanke des Blattes vorwärtsgetrieben. Dadurch wird die noch sichtbare „Blattscheitelzelle" immer mehr gegen die Blattachsel zu verschoben und ist allmählich nicht mehr von den übrigen Zellen zu unterscheiden (Abb. 14: VI). Abkömmlinge von ihr treten an ihre Stelle am Scheitel. Inzwischen beginnt die Reihenbildung der Korpuszellen im Blattsegment, wobei sich aus einer Zelle durch Periklinalteilung eine Reihe (sie ist normal die oberste im Längsschnitt, die mittlere im Querschnitt) zuerst bildet (Abb. 14: V und VI). Diese wird dann auch zu der Reihe, die im Blatt am weitesten vorstößt (siehe spätere Stadien). Diese Reihe und die nachfolgenden (bis fünf Reihen) stammen alle jeweils aus einer Zelle aus dem Korpusteil des Blattsegments und verbreitern vor allem die Basis des Blattes. Die vermehrte Teilung im Korpusteil scheint aber nicht unbedingt immer in perikliner Richtung sein zu müssen, wie Abb. 9 zeigte. Die Periklinalabkömmlinge der Tunika füllen vor allem seitlich (in Abb. 5 bis 10 gestrichelt) den Zwischenraum zwischen Tunikaaußenschicht (Dermatogen) und Korpusreihen.

c.) Induktion der Umgebung:

Jedes Blatt entstammt ursprünglich nur einem Segment. Sehr früh allerdings wird auch die Umgebung des Segments in die Blattbildung einbezogen. Beim Stadium Abb. 5 sind schon Zellen der Nachbarsegmente induziert worden. Diese teilen sich aber nicht reihenförmig, sondern unregelmäßig. Die Induktion greift dann besonders an der Blattbasis um sich, da diese sich beim ausgewachsenen Blatt ja bis zur nächst unteren Blattachse herabzieht.

d.) Spätere Entwicklungsstadien:

Die Abb. 16 und 17 zeigen schon ziemlich weit entwickelte Stadien. Die Zellreihen wachsen durch weitere Teilung einfach in die Länge, wobei die zuerst gebildete am längsten auswächst. Sie bleiben von der Tunika, die durch antikline Teilungen Schritt hält, überwölbt, und die Periklinalabkömmlinge der Tunika, die sich nur noch antiklin teilen, liegen dazwischen. Vom Stadium Abb. 17 ab findet man selten mehr Mitosen und das Blatt streckt sich dann nur noch durch Dehnungswachstum der einzelnen Zellen bis zur völligen

Ausdifferenzierung zu Epidermis- und Parenchymzellen. Es zeigte sich, daß die Teilungsstadien immer gleichmäßig über das ganze Blatt verteilt sind, daß also keine besondere Zone bevorzugt ist.

e.) Ergebnisse:

Es scheinen also zwei Prinzipien bei der Blattbildung beteiligt zu sein:

1. Wachstum mit Hilfe einer „Scheitelzelle" und
2. das sehr früh das erste Prinzip ersetzende interkalare Wachstum.

Das Scheitelwachstum wird ersetzt durch ein allgemeines Wachstum der ganzen Blattzone.

Man kann allerdings diese „Blattscheitelzelle" mit den anderen Sproß- und Blattnebenteilungsherden (den „secondary initials") gleichstellen, denn sie hat eigentlich nur ihre bestimmte Lage und ihr zeitlich bestimmtes Auftreten vor den anderen voraus.

Das festgelegte Schema stellt nur eine gewisse Norm dar, die durch die wohl noch ursprüngliche Variationsbreite der Entwicklungsmöglichkeit oft überdeckt wird.

D. Literaturbesprechung

Wenn in der Literatur von einer normalen „Blattscheitelzelle" bei *Psilotum* gesprochen wird, bzw. wenn man nach einer solchen suchte, so setzte man damit doch wohl voraus, daß eine solche Initiale auch später für das gesamte Blatt Scheitelzelle bleibt.

So schreibt BERTRAND, daß die Blattwölbungen Scheitelzellen haben, die aber oft nicht beobachtet werden könnten. Wahrscheinlich meint er dabei auch eine „Dermatogenapikalzelle", wie er sie beim Sproßscheitel beschreibt.

SOLMS-LAUBACH zitiert eine Angabe NÄGELI'S und LEITGEB'S: „Wir finden in den der Scheitelzelle zunächstliegenden Segmenten keilförmige Zellen (— das sind diese „secondary initials" BOWERS und die Blattanlagen). Da andere Zellen oder Zellgruppierungen, die sich etwa als Blattanlagen deuten ließen, nirgends zu beobachten sind, so müssen wir diese keilförmigen Zellen nicht nur

als Mutterzellen der Äste, sondern auch als diejenigen der Blätter betrachten". SOLMS-LAUBACH sagt dazu: „Daß aber aus ihnen gerade, oder doch aus einzelnen von ihnen die Sproß- oder Blattanlagen hervorgehen, davon habe ich mich nicht zu überzeugen vermocht. Sobald bei diesen Spezies die Blatthöcker als solche erkenntlich werden, kann ich keine segmentumlagerten Scheitelzellen mehr finden; zahlreiche keilförmige Zellen von unregelmäßigen Außenkonturen nehmen die Wölbung ein."

LOTSY aber schreibt: „Im jungen Blatt ist bisweilen eine Scheitelzelle". FORD: „Eine Apikalzelle des jungen Blattes ist unsicher, manchmal scheint sie da zu sein". Der Standpunkt BOWERS wurde schon erwähnt. Eine „Blattscheitelzelle" tritt bei allen bis jetzt untersuchten *Pteridophyten*-Vegetationskegeln, die mit einer Scheitelzelle wachsen, auf.

Die vorliegenden Untersuchungen bestätigen nun die Angaben aller Autoren. Das jüngere Blatt hat eine „Scheitelzelle", am älteren dagegen ist keine mehr in Funktion.

8. Vergleich mit BOWERS Untersuchungen über die Blattentwicklung von *Tmesipteris* und die Sporangienentwicklung der *Psilotales*

Soweit man nach den kurzen Angaben BOWERS etwas sagen kann, verläuft die Ontogenie der erheblich größeren Blätter von *Tmesipteris* recht ähnlich, wie die von *Psilotum*. Auch BOWER spricht von einer durch die Lage der Zellwände zeitweise dreieckig erscheinenden „apikal cell", bezweifelt aber ihre Scheitelzellnatur. Gemeinsam mit *Psilotum* ist auch bei *Tmesipteris* eine deutliche Sonderung der Gewebe in Tunika und Korpus, wobei beide Gewebe getrennt und nach verschiedenen Teilungsprinzipien sich teilen. Insbesondere zeigen die Zeichnungen ebenfalls im Korpus Zellreihen. Es ist ferner hervorzuheben, daß auch bei *Tmesipteris* die äußerste der Tunika entsprechende Zellage durch perikline Wände sich zweiteilt, bzw. damit Zellagen an den Korpus abgibt.

Auch BOWER spricht davon, daß die frühesten Blattstadien sich nicht von Sporangienstandanlagen unterscheiden lassen. Hier liegen,

wie schon oben unterstrichen, bei *Psilotum* die Verhältnisse günstiger, vielleicht weil die Größenunterschiede zwischen Blatt und Sporangienstand erheblicher sind; denn bei *Psilotum* wird der Sporangienstand recht breit angelegt, und der Sproßvegetationskegel dadurch etwas auf die Seite geschoben.

Die Sporangienstandentwicklung wurde hier nicht näher untersucht, doch ergibt sich aus früheren Untersuchungen (insbesondere durch GOEBEL und BOWER), daß auch die Anlage des Sporangienstands sowohl für *Psilotum* als auch für *Tmesipteris* erhebliche Ähnlichkeiten mit der Blattentwicklung zeigen (Abb. 18). Wir finden auch hier wieder, wie beim *Psilotum*blatt, die Sonderung in eine Tunika und die Zellreihe im Korpus.

Auf die homologe Entstehung der vegetativen und der fertilen Seitenorgane weisen ja weiterhin die oben erwähnten Übergangsreihen zwischen Blatt und Sporangienstand hin.

9. Das Scheitelwachstum und die Blattentwicklung anderer *Pteridophyten*

Psilotum weist einen erheblichen Unterschied in der Sproß- und der Blattentwicklung auf. Der Sproß entsteht aus einer Dauerscheitelzelle, Blatt und überhaupt die Seitenorgane sind ohne eine solche.

Es ergeben sich so ontogenetisch gesehen drei Gruppen unter den *Pteridophyten*:

1. Farne sowohl mit einer großen Sproßscheitelzelle, als auch mit einer großen Blattscheitelzelle (z. B. *Leptosporangiate Farne*).
2. Farne ohne deutliche Scheitelzelle sowohl beim Sproß, als auch beim Blatt (*Lycopodium*).
3. Die Sproßvegetationskegel mit dauernder Scheitelzelle, Blatt ohne eine derartige Dauerscheitelzelle (*Psilotales*).

Der Sproß von *Lycopodium* wächst mit Hilfe einer terminalen Gruppe von Initialen, die nach der äußeren Schicht antiklin geteilte Zellen abgeben und nach innen periklin abgeteilte. Nach HÄRTEL

leitet sich also der ganze Vegetationskegel von einem „Bildungselement" ab. Die äußersten Zellagen geben auch später noch durch perikline Wände Zellen nach innen ab, allerdings bedeutend reichlicher als bei *Psilotum*. *Lycopodium* hat große Ähnlichkeit mit den *Koniferen*.

Eine Ähnlichkeit mit den *Psilotinae* liegt darin, daß auch diese, wie die Untersuchungen zeigten, keine klare und große Scheitelzelle besitzen und daß manchmal eine ganze Initialgruppe vorhanden ist.

Letzten Endes muß auch bei *Lycopodium* eine Zelle da sein, aus der die anderen Initialzellen entstehen, selbst wenn diese als eigene Teilungsherde eine Zeit lang funktionieren. Bei *Lycopodium* treten auch diese „Nebenteilungsherde" auf, die oft eine Scheitelzelle vortäuschen. Ähnliche Verhältnisse zeigen die *Selaginellen*.

Die Blattentwicklung scheint allerdings nach den Angaben HÄRTELS zwischen *Psilotum* und *Lycopodium* erhebliche Unterschiede aufzuweisen. Während bei *Psilotum* nach den oben besprochenen Untersuchungen an der Blattentwicklung auch der Korpus sich maßgeblich beteiligt, ist das *Lycopodium*blatt eine reine Dermatogenbildung. Es entsteht nach HÄRTEL aus drei Dermatogenzellen. Allerdings machen die knappen Angaben von HÄRTEL eine nähere Überprüfung der Blattentwicklung von *Lycopodium* erwünscht. Das gleiche kann für die Blattentwicklung der *Selaginellen* gesagt werden.

Lycopodium ist also auch aufgrund dieser Untersuchungen der relativ nächste Verwandte.

10. Zusammenfassung

1.) Der Sproß von *Psilotum triquetrum* wächst normal mit Hilfe einer Scheitelzelle.

2.) Die erste Teilung der abgegebenen Segmente ist eine perikline. Die daraus entstandene äußere Zelle wird zur Tunika, die sich einmal periklin und mehrfach antiklin teilt. Die innere Zelle wird zum Korpus.

3.) Die Scheitelzelle kann oft nicht erkannt werden oder wird von einer Scheitelzone ersetzt.

4.) Im meristematischen Teil des Vegetationskegels treten neben der Scheitelzelle in der Tunika „Nebenteilungsherde" (secondary initials) auf, das sind Zellen, um die 2 bis 3 Segmente lagern. Sie kommen nicht als dauernde Scheitelzellen in Frage.

5.) Das Blatt entsteht innerhalb eines Sproßsegments, indem eine den „secondary initials" ähnliche Zelle durch inäquale Teilung ungefähr 5 Segmente abgibt. Damit ist das Initialwachstum dieser „Blattscheitelzelle" erschöpft. Die Segmente teilen sich ihrerseits einmal periklin und mehrfach antiklin.

6.) Darunterliegende Korpuszellen aus dem gleichen Sproßsegment teilen sich mehrfach periklin, die dann zum Blattparenchym werden. Die darübergewölbte zweischichtige Tunika hält durch antikline Teilung Schritt. Die äußere oder Dermatogenschicht wird zur deutlich abgegrenzten Epidermis.

7.) Bei den späteren Entwicklungsstadien des Blattes ist keine Zone bevorzugt.

8.) Es herrscht also beim Blatt zuerst das Prinzip des Scheitelwachstums, das dann durch das Prinzip eines allgemeinen Teilungswachstums abgelöst wird, wobei Tunika und Korpus getrennt bleiben. Das Blatt ist damit eine Bildung von Tunika und Korpus.

9.) Die Bildung der Blattprimordien ist ähnlich, wie die der Sporangienstände.

10.) Die Variationsbreite der gesamten Entwicklung des Vegetationskegels ist sehr groß und überdeckt bzw. verändert häufig die besprochenen Schemen.

11.) Die *Lycopodiales* scheinen die relativ nächsten Verwandten der *Psilotales* zu sein.

11. Literatur

Bertrand, C. E. — Recherches sur les Tmésipteridees. Arch. bot. du nord de la France **1.** (1883)

Note sur la nature morphologique des rameaux aeriens des Psilotum adultes. Bull. soc. bot. de France **30.** (1883)

Le type Tmesipteridee. Bull. soc. bot. de France **30.** (1883).

Bower, F. O. — Studies in the morphologie of sporeproducting members: Equisetineae and Licopodineae. Phil. Trans. Roy. Soc. London **185 B** p 473 (1894).

The Ferns (Filicales), Cambridge Press Vol. **3** (1928)

Brown, I. — The phylogeny and interrelationships of the Pteridophyta VII. The interrelationships of the phyla. New. Phyt. **8** p 51 (1909)

Dangeard, P. A. — Memoire sur la morphologie et l'anatomie des Tmesipteris. Le Botaniste **2** p 163 (1890—1891) Referiert von Klein, Bot. Zentralbl. **43**. Bd. p 327 (1891)

Domin, K. — Beiträge zur Flora und Pflanzengeogr. Australiens. Bibl. Bot. **20 (85)** p 232, (1915)

Eames, A. J. — Morphology of Vascular Plants, Lower Groups, 1936

Ford, S. O. — The anatomy of Ps. triqu. Ann. Bot. **18** p 589 (1904)

Fritsch, F. E. — Studies in the Comparative Morphology of the Algae **IV** Algae and Archegoniate Plants. Ann. Bot. Vol. **IX** Nr. 33, (1945)

Goebel, K. — Beiträge zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Sporangien. Bot. Zeitg. (1881)

Organographie der Pflanzen **112** (1918) Jena.

Härtel, K. — Studien an Vegetationspunkten einheimischer Lycopodien. Beitr. z. Biol. d. Pfl. Bd. **XXV** Heft 2 (1937) und Breslau Diss. (1938).

Hirmer, M. — Manuals of Pteridology: Psilotinae (1938)

Juranyi,	Über den Bau und die Entwicklung des Sporangiums von Psilotum triqu. Bot. Ztg. p 177 (1871)
Kidston and Lang	On Old Red Sandstone Plants. Part **I** Proc. Roy. soc. Edinburg p 512 (1917).
	Part **II** und **III** (1920), Part **IV** u. **V** (1921).
Lam, H. J.	Classification and the new morphology. Acta Biotheoretica Series A Vol. **VIII** Pars IV (1948).
Leeuwen-Reijnvaan van W. u. J.	Über die unter Einfluß eines Coccidium entstandene Umbildung der oberirdischen Triebe von Ps. triq. in rhizomähnlich gebaute Gebilde. Ber. d. deutschen bot. Ges. Vol. **XXIX** p 166 (1911).
Lignier, O.	Equisetales et Sphenophyllales. Leur Origine filicineenne commune, Bull. de la soc. Linn. de Normandie Ser. 5 Vol. **7** Caen (1903)
Lotsy, J. B.	Vorträge über botanische Stammesgeschichte **2.** Bd. (1909).
Lürssen, Chr.	Die Farne der Samoainseln. Mitteil. aus dem Gesamtgebiet der Bot. **I** p 501 (1874).
Nägeli, C. und Leitgeb, H.	Entstehung und Wachstum der Wurzeln. Beiträge zur wissch. Bot. Heft **IV** p 147 (1868).
Prantl, K.	Bemerkungen über Verwandtschaftsverhältnisse der Gefäßkryptogamen und den Ursprung der Phanerogamen. Verhandl. der physic.-medic. Ges. 3. (Würzburg) Vol. **IX** p 90. (1876)
Pritzel, E.	Engler-Prantl, die natürlichen Pflanzenfam.: Psilotaceae. **I** Abt. **4**. p 606 (1902).
Sachs, J.	Lehrbuch der Bot. p 388 (1870).
Sahni, B.	Observations on the Evolution of Branching in the Filicales. The new Phyt. Vol. **16** (1917).
Sahni, B.	On Tmesipteris Vieillardi Dang. an Erect Terrestrial Spesies from New Caledonia Phil. Trans. R. Soc. London B, **213,** p 143 (1925)
Sahni, B.	On the theoretical Significance of Certain socalled „Abnormalities" in the Sporangiophores of the Psilotaceae. Journ. of the Indian Bot. Soc. Vol. **III** Nr. 7 p 185 (1923).
Snow, M. u. R.	The interpretation of Phyllotaxis. Bio. Rev. Vol. **IX, 1** p 132 (1934).

Snow, M. u. R.	Further experiments on whorled phylotaxis. The New Phyt. Vol. **41,2** p 108 (1942)
	On the determination of Leaves. The New Phyt. Vol. **46, 1** p 5 (1947)
Solms-Laubach, H. Graf zu	Der Aufbau des Stockes von Ps. triqu. und dessen Entwicklung aus der Brutknospe. Ann. du jardin botanique de Buitenzorg **4.** p 139 (1884)
Stiles, W.	The structure of the aerealshoots of Ps. flaccidum Wall. Ann. Bot. **24.** p 373 (1910)
Strasburger, E.	Einige Bemerkungen über Lycopodiaceen Bot. Zeitg. (1873)
Sykes, M. G.	The anatomy and morphology of Tmesipteris. Ann. Bot. **22** p 63 (1908)
	Note on an abnormality found in Ps. triqu. Ann. Bot. **22** p 525 (1908)
Troll, W.	Vergleichende Morphologie der höh. Pfl. **I** 1. Teil (1937)
Wardlaw, C. W.	Experimental and analytical studies of Pteridophytes XIII Ann. Bot. Vol. **XII, 48** p 371 (1948)
	—.XIV Ann. Bot. N. S. Vol. **XIII, 50** p 163 (1949)
	Phyllotaxis and organogenesis in Ferns. Nature Vol. **164**, p 167 (1949)
Zimmermann, W.	Die Phylogenie der Pflanzen (1930)
	Manual of Pteridology: Phylogenie (1938)
	Die Geschichte der Pflanzen (1949)

Lebenslauf

Ich, Ludwig Vetter, bin am 13. 4. 1923 als Sohn des Oberstudienrats Karl Vetter und seiner Ehefrau Clara Vetter, geb. Schneider in Oberndorf am Neckar geboren. Ich besuchte seit 1929 die Volksschule und ab 1934 ordnungsgemäß das Spohngymnasium in Ravensburg. 1942 wurde ich aus der 8. Klasse zum Wehrdienst eingezogen. Während dieser Zeit konnte ich wegen einer Verwundung 2 Semester an der Techn. Hochschule Stuttgart Naturwissenschaften studieren. Nach meiner Entlassung 1945 setzte ich das Studium an der Universität Tübingen fort. 1949 machte ich meine 1. Dienstprüfung (in den Fächern Biologie, Chemie, Geographie) und im Herbst 1950 die 2. Dienstprüfung für das höhere Lehramt. Seither bin ich als Studienassessor an verschiedenen Schulen Südwürttembergs tätig.